Die Schwimmbewegungen von Rhizostoma pulmo.

Von

J. v. Uexküll.

Der rhythmische Schlag des Medusenschirmes hat schon lange als Prototyp für jede rhythmische Bewegung gegolten und ist daher das Object eingehender Untersuchungen geworden. Diese, unter denen die Arbeiten von EIMER und ROMANES obenan stehen, haben das Resultat gezeitigt, dass die Randkörper der Medusen als nervöse Centren anzusehen sind, die den rhythmischen Schlag auslösen, da ihre Entfernung mit großer Sicherheit die dauernde Ruhe des Schirmes herbeiführt. Nur LOEB lässt in seinem erbitterten Feldzug gegen Alles, was Centrum heißt, auch die Centra des Schirmes nicht gelten, ohne jedoch eine überzeugende Deutung des rhythmischen Schlages beizubringen. In einem Punkte wird man ihm wohl Beifall zollen dürfen, dass nämlich durch die Heranziehung eines rhythmischen Centrums als Erklärung bloß eine neue Unbekannte eingeführt wird.

Zur Untersuchung der vorliegenden Frage eignet sich *Rhizostoma pulmo* sehr gut. Bei ihr existirt keine Erregungsleitung zwischen dem unbeweglichen Mundstiel und dem Schirm. Desshalb kann man ohne Störung den Mundstiel abtrennen.

Das unverletzte Thier sucht weder seine Nahrung noch flieht es vor schädlichen Reizen. Man kann in ein größeres Bassin durch ein Glasrohr eben sowohl Luft wie Kohlensäure einperlen lassen — die Bewegungsrichtung der Meduse wird keinen Unterschied zeigen. Und doch ist die Kohlensäure ein schweres Gift, das die *Rhiz.* binnen Kurzem bewegungslos macht; nur Zuführung von frischem Seewasser rettet die Meduse aus ihrer Betäubung.

Die Bewegungsrichtung von *Rhiz.* wird ausschließlich durch

die Form der Thiere bestimmt. Ihr gewölbter Schirm lässt sie leicht von Hindernissen abgleiten oder durch den Gegenstoß im rechten Winkel abprallen.

Bei strömendem Wasser sieht man *Rhiz.* bald mit bald gegen den Strom gerichtet schwimmen, je nachdem der Schirm oder der Stiel sich im Strömungsmaximum befindet.

Obwohl der Stiel nicht activ das Schwimmen beeinflusst, so übt er doch durch seine todte Masse eine Wirkung auf die Schnelligkeit der Schlagfolge aus. Er sitzt mit 4 federnden Spangen am Boden der Glocke fest. Zwischen den Spangen breitet sich der weiche häutige Magen aus. Bei jeder Contraction des Schirmrandes wird der Gipfel des Schirmes vorwärts gedrängt und ein Zug auf den Mundstiel ausgeübt. Dieser kann dem Zuge aber nicht unmittelbar folgen, da sein Reibungswiderstand im Wasser zu groß ist. Daher werden zuerst die federnden Spangen gedehnt und wird das Magenlumen erweitert.

Nach Beendigung des Schlages flacht sich die Glocke wieder ab, die Spangen federn zurück, der Mundstiel nähert sich der Glocke, und das Lumen des Magens verengt sich wieder.

Dass dies die richtige Darstellung der Vorgänge ist, ergiebt sich daraus, dass nach Abtragung des Mundstieles unterhalb der Vereinigungsstelle der 4 Spangen die Spangen der Bewegung der Glocke ohne Weiteres folgen, und dass das Magenlumen keine Veränderung mehr erleidet. Man braucht dann nur mit der Pincette die Verbindungsfläche der 4 Spangen zu fassen, um wieder den Magen im alten Rhythmus sich schließen und öffnen zu sehen.

Wie man sieht, bedeutet die Mitbewegung des Mundstieles bei *Rhiz.* eine bedeutende Mehrbelastung der durch die Muskelcontraction zu leistenden Arbeit. Die unmittelbare Folge der Abtragung des Mundstieles ist denn auch eine Steigerung der Schlagfrequenz.

Doch darf man nicht glauben, dass der Mundstiel durch den Rhythmus seiner Eigenschwingungen den Rhythmus der Glocke bestimme, dazu ist jede Einzelschwingung viel zu vollständig abgedämpft. Dies wird auch dadurch bewiesen, dass die Schlagfrequenz in directer Abhängigkeit von der Temperatur des Seewassers steht. Durch die Erhöhung der Meerestemperatur von 13° auf 22° kann man die Schlagfolge auf das Doppelte erhöhen (von 1 Schlag in der Secunde bis auf 2 Schläge).

Die Anwesenheit des Mundstieles bedeutet also bloß eine Erhöhung des Widerstandes, den bereits die elastische Gallertmasse

an der Glocke der Contraction der Ringmuskeln entgegensetzt. Die Erhöhung dieses Widerstandes ruft, wie wir sahen, eine Verlangsamung der Schläge hervor. Wir werden gleich erfahren, dass der Widerstand des elastischen Widerlagers auch auf die Coordination des Schlages von Einfluss ist.

Schneidet man ein Viertel der Glocke mit zwei Randkörpern heraus und trennt auf der Innenseite die Muskulatur zwischen den beiden Randkörpern senkrecht durch, ohne den Gallertschirm zu zerschneiden, so sieht man anfangs die beiden Theile uncoordinirt schlagen, bis nach und nach der Einfluss des gemeinsamen elastischen Widerlagers sie zu einem gleichzeitigen Schlagen bringt. Mit der Durchtrennung des Widerlagers hört auch die Coordination für immer auf.

Wir werden noch die Deutung des Einflusses dieses rein physikalischen Factors auf die physiologischen Vorgänge zu erörtern haben.

Sowohl Eimer als auch Romanes und noch zuletzt Berger haben übereinstimmend festgestellt, dass die Abtragung der Randkörper bei Scyphomedusen die Bewegungen dauernd stille stellt. Nur hin und wieder tritt noch ein einzelner Schlag auf. Das gilt auch durchaus von *Rhiz. pulmo.*

Dürfen wir daraus schließen, dass die Randkörper nervöse Centra sind, die die Rhythmicität verursachen?

Schon Romanes hat gefunden, dass die Ringmuskeln einer von Randkörpern entblößten *Aurelia aurita* auf tetanischen Reiz, wenn er nicht übertrieben stark war, mit rhythmischen Contractionen antworten.

Bei *Rhiz.* habe ich auch auf die stärksten tetanisirenden Ströme eines großen Inductoriums immer nur rhythmische Antworten erhalten. Dass hierbei das elastische Widerlager nicht zur Deutung herbeigezogen werden darf, ergiebt sich daraus, dass ein dünner Randstreifen, der einer randkörperfreien Meduse entnommen war, eben so gut rhythmisch antwortete, wie ein Streifen aus der höherliegenden Muskulatur, der ein dickes elastisches Polster trug. Die Rhythmicität ist also eine Eigenschaft, die der Muskelschicht allein schon zukommt.

Man macht es sich neuerdings in der Frage nach dem Ursprung der Rhythmicität sehr bequem, indem man sie einfach für eine Grundeigenschaft der Muskeln erklärt. Zu dieser Behauptung hat man aber sehr wenig Veranlassung. Es giebt thatsächlich in der ganzen

Thierreihe nicht einen einzigen einwandfreien Fall, in dem ein Reiz von einer normalen Muskelfaser auf eine andere normale Muskelfaser übergriffe. In allen einwurfsfreien Fällen bleibt die Erregung streng auf die gereizte Muskelfaser beschränkt. Eben so wenig antworten in allen bekannten Fällen die Muskeln auf tetanisirende Reizung je anders als durch Tetanus oder Dauer-Tonus. Trotzdem Alles dagegen spricht, hat sich die herrschende Lehre von der directen Muskelleitung und Rhythmicität auf rein muskulöser Basis, von unerforschtem oder falsch gedeutetem Material ausgehend, aufbauen und erhalten können.

Hoffentlich werden APÁTHY's bahnbrechende histologische Arbeiten hierin Wandel schaffen. Was uns für den vorliegenden Fall einer rhizostomen Meduse an histologischem Material zu Gebote steht, verdanken wir der vortrefflichen Arbeit von HESSE. Nach ihr verbreitet sich über die gesammte Ringmuskulatur ein reiches Nervennetz, von dem aus zahlreiche Züge zu den Randkörpern abbiegen und die sogenannten Nervenstraßen bilden. Einzelne Ganglienzellen fanden sich gleichfalls am Nervennetze.

Die Muskelzellen sind nur zum Theil in ein quergestreiftes Band ausgezogen, zum Theil sitzen sie mit ihrem Protoplasmakörper epithelartig an einander.

Die Function der Reizleitung können wir ohne Bedenken den Nerven zuschreiben, die Contraction dem umgebildeten Theile der Muskelzellen. Für die Eigenschaft, einen tetanisirenden Reiz in einen rhythmischen zu verwandeln, werden wir aber nach einem anderen Organ suchen müssen.

Nun habe ich gezeigt, dass es bei den Seeigeln eine Einrichtung giebt, die ich Klinkung nenne. Sie äußert sich darin, dass in den Centren, die den Stachelmuskeln ansitzen, der Tonus steigen oder fallen kann, der gesteigerte Tonus aber das Centrum für jede neu herantretende Erregung unzugänglich macht, während das Centrum bei niederem Tonus für die gleiche Erregung zugänglich bleibt. Man kann sich leicht vorstellen, wie ein nervöses Centrum, das nach Eintreffen der Erregung eine Tonussteigerung erfährt und hierdurch für die nächste Erregung unzugänglich wird, sich eine refractäre Periode gegenüber tetanischer Reizung verschaffen kann und, nachdem es seinen Tonus der Muskelfaser übertragen hat, für die andauernd eintreffenden tetanischen Erregungswellen wieder so lange empfänglich ist, bis es der steigende Tonus für die Erregungswellen wieder ausgeklinkt hat.

Ich halte es nicht für schwierig, diese Zurückführung der Rhythmicität auf die Klinkung, die bei den Seeigeln von mir erwiesen wurde, auf die Medusen auszudehnen.

Noch auf Eines sei hingewiesen. Bei den Seeigeln fand ich, dass Dehnung den Tonus in den Muskeln und ihren Centren zum Fallen brachte. Wenn wir das Gleiche für die Medusen annehmen, so wird uns der Einfluss der Elasticität des Schirmes auf die Schlagfolge und die Coordination ohne Weiteres verständlich: erst wenn alle Muskelfasern gleichmäßig gedehnt sind, sind sie auch für die gleichen Erregungen gleichmäßig eingeklinkt.

Bisher haben wir uns damit begnügt, den Ursachen nachzuforschen, die den Rhythmus des randkörperfreien Schirmrandes bedingen. Jetzt treten wir an die Frage heran: was leisten die Randkörper selbst? Ein einfacher Versuch beantwortet die Frage. Man nimmt einer *Rhizostoma* alle Randkörper bis auf einen fort und wartet ab, bis sie die Schwierigkeiten, die in Folge der langsamen Reizleitung einer gleichmäßigen Innervirung entgegenstehen, überwunden hat und wieder regelmäßig schlägt. Dann genügt es, mit einem beliebigen Gegenstande das letzte Randkörperchen an der Schwingung zu verhindern, und der ganze Schirm steht momentan still. Meist genügt es, den Randkörper passiv in leichte Bewegung zu versetzen, um eine neue Reihe von Schlägen des Schirmes anzuregen.

Jetzt wissen wir, woran wir sind: ein Centrum für den Rhythmus haben wir nicht vor uns, denn für ein solches muss es vollkommen gleichgültig sein, ob es geschaukelt wird oder nicht. Dagegen haben wir im Randkörper ein Receptionsorgan für mechanischen Reiz zu sehen und weiter nichts. Der hohle Stiel des Randkörpers mit seinen Concretionen am freien Ende gleicht dem Klöppel einer Glocke, der nicht mit der Glocke zusammenschwingt, sondern Eigenschwingungen ausführt, die ihn immer wieder an die Glocke anschlagen lassen. Ob man den Vergleich so weit treiben und das Anschlagen des Randkörpers an die Innenwand der Sinnesgrube für das reizauslösende Moment halten soll, oder ob eine Dehnung an der Biegungsstelle dieses kleinen Klöppels zur Reizerzeugung genügt — darüber müssen weitere histologisch-physiologische Experimente angestellt werden.

Über die Rolle, die die Randkörper beim Schwimmen der Meduse spielen, sind wir auch ohne dies im Klaren: bei jedem Schlage werden die Randkörper hin und her bewegt. Dadurch erzeugen

sie eine Erregung, die sich im Nervennetz verbreitet, in die eingeklinkten Muskelcentren eintritt und die Muskeln zur Contraction bringt. Sowie die eingetretene Erregung den Tonus zum Steigen gebracht hat, werden die Centren ausgeklinkt, und die noch vorhandene Erregung im Nervennetz verläuft wirkungslos. Man sieht, dass es bei dieser Einrichtung ziemlich gleichgültig ist, ob alle oder nur einzelne Randkörper die Erregung erzeugen, immer wird ein einheitlicher Schlag zu Stande kommen. Dafür sorgt schon die Elasticität der Gallertscheibe, die die Muskeln so lange gestreckt hält, bis sie gemeinsam angreifend den Schirm zusammenziehen. Das Zusammenfahren des Schirmrandes erregt dann seinerseits die Randkörper, und das Spiel beginnt von Neuem.

Dass nicht immer alle Randkörper mitspielen, sieht man am besten an einer großen Meduse, der man alle Randkörper bis auf zwei gegenüberliegende entfernt hat. Bei ihr sieht man häufig die Contraction nur von einem der beiden Randkörper ausgehen. Man braucht dann nur den activen Randkörper anzuhalten, um sofort Ruhe zu erzeugen. Gewöhnlich muss man freilich beide Randkörper still stellen, um den gewünschten Erfolg zu erzielen.

Das Wiedereinsetzen des Schlages geschieht bei einer derartig still gestellten Meduse, die sich selbst überlassen bleibt, nach einiger Zeit durch eine auch bei randkörperfreien Thieren auftretende spontane Muskelcontraction.

Thiere, die man längere Zeit nach der Operation im stehenden Wasser belassen hat, zeigen große Neigung, das Schlagen auch nach der Entfernung der Randkörper wieder aufzunehmen. Freilich gelingt das bei *Rhizostoma* nur sehr schlecht. Doch möchte ich derartige Fälle, die Eimer und Loeb beobachtet haben, nicht in Abrede stellen. Ich führe sie aber nicht auf Erholung sondern auf Erkrankung zurück. An solchen alten Thieren erkennt man viele absterbende, weißlich gewordene Stellen, die einen Krankheitsherd darstellen, von dem aus sehr gut Reize ausgehen können, die, wie wir wissen, immer rhythmische Schläge zur Folge haben. Man kann durch Auflegen eines Kochsalzkrystalles auf die Muskulatur einer stillliegenden randkörperfreien *Rhiz.* gleichfalls eine rhythmische Schlagfolge erzielen, während um den Krystall herum das Gewebe weiß wird und abstirbt.

Die hier aufgefundene Function der Randkörper von *Rhizostoma* ist desswegen von principieller Bedeutung, weil dadurch zum ersten Male experimentell nachgewiesen ist, dass es Receptionsorgane giebt,

die zur Aufnahme von Bewegungen dienen, die vom eigenen Thierkörper ausgehen. Hält man damit die Thatsache zusammen, dass einzelne Randkörper der Medusen richtige Otolithen enthalten, und dass sie alle nach dem Princip der Otolithen gebaut sind, so wird uns der Einfluss der Otolithen auf die Körpermuskulatur bei höheren Thieren nicht mehr so wunderbar erscheinen und die interessante Hypothese von RICHARD EWALD eine neue Stütze erhalten.

Litteraturverzeichnis.

Berger, Physiology and Histology of the Cubomedusae [etc.]. in: Mem. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. Baltimore Vol. 4 No. 4 1900.

Eimer, Zool. Untersuchungen. in: Verh. Physik. Med. Ges. Würzburg (2) 6. Bd. 1874.

Hesse, Über das Nervensystem von *Rhizostoma Cuvieri*. in: Zeit. Wiss. Z. 60. Bd. 1895 pag. 85 ff.

Loeb, Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie. Leipzig 1899 pag. 10 ff.

Romanes, Observations on the locomotor System of Medusae. in: Phil. Trans. Vol. 166 1876 pag. 269 ff.

—— Idem. Vol. 167 1877 pag. 659 ff.

Uexküll, Physiologie des Seeigelstachels. in: Zeit. Biol. 39. Bd. 1900 pag. 73 ff.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.